

УДК 574.2:58.02:581.1

Адаптивные структуры Maloideae (Rosaceae), детерминированные сублимитирующими стрессовыми факторами

Кумахова Т. Х.¹, Белошапкина О. О.¹, Воронков А. С.^{2,3}, Иванова Т. В.², Рябченко А. С.⁴,
Дакиева М. К.⁵

¹ Российский государственный аграрный университет –
Московская сельскохозяйственная академия имени К. А. Тимирязева
Москва, Россия
tkumachova@yandex.ru

² Институт физиологии растений имени К. А. Тимирязева РАН
Москва, Россия

³ Государственный гуманитарно-технологический университет
Орехово-Зуево, Россия

⁴ Главный ботанический сад имени Н. В. Цицина РАН
Москва, Россия

⁵ Ингушский государственный университет
Магас, Россия

В настоящее время всё более актуальным становится вопрос обеспечения населения страны высококачественными экологически-чистыми продуктами питания. В этой связи, получение продукции сельскохозяйственных растений в условиях низкой антропогенной нагрузки в горах представляет большой интерес. Однако горные условия произрастания являются достаточно суровыми для культурных форм, в связи с резкими колебаниями суточных температур, неравномерным увлажнением в течении вегетации, большими чем на равнине дозами ультрафиолетового облучения и высокой патогенной нагрузкой. Поэтому изучение факторов, способствующих устойчивости растительных организмов к данному комплексу неблагоприятных ограничивающих условий, является актуальной задачей и представляет, как теоретический, так и практический интерес. В связи с этим мы изучали специфику организации покровных тканей, непосредственно контактирующих с внешней средой представителей четырёх родов (яблоня – *Malus* Mill., груша – *Pyrus* L., айва – *Cydonia* Mill. и мушмула – *Mespilus* L.) подсемейства Maloideae (Rosaceae), произрастающих в условиях высотной поясности в горах Северного Кавказа. В работе на разных уровнях организации (субклеточном, клеточном, тканевом, органном и организменном) обсуждается специфика формирования адаптивных структур вегетативных и репродуктивных органов, обусловленных сублимитирующими стрессовыми факторами различной этиологии. Предполагается, что повышенная устойчивость у некоторых представителей (айвы и мушмулы) к неблагоприятным факторам, в особенности биотическим, обусловлена формированием на поверхности листьев мощного складчатого микрорельефа кутикулярной природы, сильной кутикулизацией и суберинизацией клеточных стенок наружных тканей плодов, а также высоким содержанием в них веществ фенольной природы.

Ключевые слова: стресс, *Malus*, *Pyrus*, *Cydonia*, *Mespilus*, адаптивные структуры, полифенолы.

ВВЕДЕНИЕ

Значение экологических исследований в современном мире возрастает с каждым годом, поскольку кризисное состояние биосферы ставит проблемы поддержания стабильности биоразнообразия и восстановления нарушенных биологических систем в число важнейших.

В настоящее время в этом плане достигнут определенный успех и накоплен немалый фактический материал, требующий обобщения и выхода на практику (Виноградов, 1964; Библь, 1965; Метлицкий, 1985; Веселова, 1993; Larcher, 1995; Третьяков, 2000; Buchanan et al., 2000; Усманов, 2001; Чиркова, 2002; Гиляров, 2003; Орлов и др., 2017). Показано, что в организме, пребывающем длительное время в неблагоприятных условиях происходит изменение структурных, физиолого-биохимических, генетических и иммунных систем, при этом индикаторная значимость биологической системы определяется экологической толерантностью. В пределах зоны толерантности организм способен поддерживать свой

гомеостаз, а любой фактор, если он выходит за пределы «зоны комфорта», для него становится стрессовым. Растительные организмы, как и все другие живые системы, существуют в довольно сложных изменяющихся условиях среды, испытывают усиливающийся с каждым годом прессинг сублимитирующих стрессовых факторов (комплекса созависимых некротических ограничивающих условий). К этим факторам можно отнести: резкие суточные перепады температуры, влажность воздуха, показатель гидротермического коэффициента, гипоксию, высокую инсоляцию, УФ-облучение, экспозицию склона и высоту над уровнем моря, а также фитопатогенную нагрузку. Немаловажная черта растений – экологическая пластичность, способность к изменчивости на всех уровнях организации под влиянием условий жизни, обусловленная структурно-функциональной гетерогенностью как многоклеточной биологической системы. При рассмотрении причин формирования устойчивости растений к стрессорам разной этиологии необходимо учитывать все аспекты организации тканей, непосредственно контактирующих с внешней средой. Структурные и функциональные особенности этих тканей в комплексе, а именно специфика организации и характер расположения воскового и кутикулярного покровов, толщина и строение клеточных стенок, а также способность отдельных органелл противостоять воздействию неблагоприятных факторов, то есть синтезировать протекторные вещества обуславливают устойчивость растений к стрессам.

Модельными объектами для изучения особенностей тонкого строения покровных тканей, а также «интерфейса» биоразнообразия мы выбрали разные таксоны подсемейства Яблоневые (Maloideae), принадлежащих семейству Розовые (Rosaceae). Актуальность исследования этих объектов заключается, прежде всего, в том, что накопленный на данный момент материал по тонкому строению покровных тканей вегетативных и репродуктивных органов Maloideae, а также о разнообразии их фитопатогенов носит фрагментарный характер (Кумахова, 2003; Багирова и др., 2012; Beloshapkina и др., 2014). Роль ультраструктуры кутикулы листьев и плодов в экологическом плане остается дискуссионной и прямой зависимости от типа структуры и общей толщины не выявлено. Кроме того, несмотря на огромное количество имеющихся в настоящее время сортов плодовых культур существует необходимость совершенствования сортимента, поскольку в процессе длительной селекции утеряны многие ценные признаки дикорастущих родичей (Понамаренко, 1977; Ванина, Вартапетян, 2010), в частности устойчивость к разным экологическим условиям произрастания, а также патогенам, вызывающим различные заболевания, значительно снижающие их продуктивность.

Цель данной работы – выявить микроморфологические и эколого-физиологические адаптивные признаки покровных тканей листьев и плодов представителей подсемейства Maloideae, обусловленные сублимитирующими стрессовыми факторами.

ОБЪЕКТ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Объектами исследований были листья и плоды некоторых представителей подсемейства Яблоневые (Maloideae Werber или Pomoideae Focke) семейства Розовых (Rosaceae Juss.), включающие древнейших окультуренных представителей покрытосеменных растений, широко распространенных во многих эколого-географических зонах. В состав подсемейства входят известные плодовые растения: *Pyrus* L., *Malus* Mill., *Cydonia* Mill., *Mespilus* L. и другие, главной таксономической особенностью которых являются плоды, обросшие видоизмененным гипантием – сборные листовки или костянковидные видоизмененные карпеллы, называемые яблоками (Камелин, 2006). Типичное яблоко характерно для яблони, груши и айвы, а костянковидное – для мушмулы германской (*Mespilus germanica* L.). Среди данных представителей как ценная плодовая культура ведущее место занимают яблоня и груша, а к числу перспективных можно отнести *Cydonia oblonga* и *M. germanica*, которым не уделено должного внимания до настоящего времени.

Для исследований листья и плоды были отобраны из средней части кроны 3 модельных плодовых деревьев, произрастающих в условиях высотной зональности на Северном Кавказе.

Выявление заболеваний растений и идентификацию их возбудителей проводили методом влажной микробиологической камеры, с выделением патогенов на универсальную искусственную питательную среду (картофельно-глюкозный агар) с последующим микроскопированием инфекционных структур (Багирова и др., 2012).

Гистохимические исследования плодов проводили на микроскопе AxioImager D1 (Carl Zeiss, Германия). Срезы толщиной 50 мкм изготавливали с помощью микротомы с вибрирующим лезвием (Thermo Scientific, Microm HM 650V). Для выявления конденсированных полифенолов срезы обрабатывали бихроматом калия (Marin et al., 2010) и 4-(Dimethylamino)cinnamaldehyde (DMACA, Sigma-Aldrich) (Brillouet et al., 2011). Микрофотографии были получены с помощью камеры AxioCamMRc (Carl Zeiss, Германия); изображения обрабатывали в программе ZEN lite 2012 (Carl Zeiss, Германия).

Микроструктуру поверхности листьев и плодов изучали методом КриоСЭМ с помощью сканирующего электронного микроскопа LEO-1430 VP (Carl Zeiss, Германия) с замораживающей приставкой в режиме высокого вакуума и при напылении золотом. Для исследований фрагменты (1 см²) вырезали из средней части между главной жилкой и краем листовой пластинки, а также в области экватора плода. Образцы помещали на столик замораживающей приставки «Deben CoolStage» и охлаждали до –30 °C.

Автофлуоресценцию поверхностных структур листьев и плодов исследовали с использованием конфокального микроскопа «Olympus FV1000D» при возбуждении светом с длиной волны 405, 473, 560 нм.

Подготовку материала для электронно-микроскопического исследования содержания полифенолов в покровных тканях осуществляли по модифицированной методике (Кумахова, Меликян, 1989). Материал (кусочки плодов 1 мм²) фиксировали глутаровым альдегидом (на 0.1 М фосфатном буфере с pH=7.2) и 1 % раствором четырехокси осмия. Затем образцы обезживали в серии спиртов и ацетонов возрастающей концентрации и заливали в Эпон-812. Ультратонкие срезы изготавливали на ультрамикротоме LKB-III-8801A. Срезы контрастировали 2 % водным раствором уранилацетата (37 °C) и цитратом свинца по Рейнольдсу. Изучали и фотографировали образцы в трансмиссионных электронных микроскопах (ТЭМ) JEM-1400 и JEM-100B.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЯ

На основании анализа литературных данных и фитопатологических исследований выявлены основные грибные заболевания листьев и плодов растений подсемейства Maloideae (Хохряков, 2003; Скоропудов, 2017; Баскакова, 2017 и др.) (рис. 1).

На всех исследованных представителях *Malus*, *Pyrus*, *Cydonia* и *Mespilus* отмечено поражение листьев ржавчиной (*Gymnosporangium* sp.) и мучнистой росой (*Podosphaera* sp.), вызываемые фитопатогенными грибами – облигатными узкоспециализированными паразитами, биотрофами (рис. 1). Эти растения систематически поражаются рядом патогенов, относящихся к типичным факультативным паразитам, некротрофам, как правило, с широкой филогенетической специализацией. Монилиальная плодовая гниль (*Monilia fructigena* Pers.), серая гниль (*Botrytis cinerea* Pers.), черный рак (*Sphaeropsis malorum* Peck.) и антракноз, или, горькая гниль (*Colletotrichum fructigenum* (Berk.) Vassil.) встречаются на плодах всех растений. В период вегетации плоды и листья поражаются альтернариозом (*Alternaria* spp.). Также они поражаются грибами рода *Phyllosticta*, вызывающими филлостиктоз, или бурую пятнистость листьев, при этом на каждой из них паразитирует свой вид патогена, соответственно, *P. mali* Pr.et Del., *P. pirina* Sacc., *P. cydoniae* var. *cydoniicola* (Allesch.) Cif. и *P. mespili* Sacc. Бурая пятнистость, вызываемая *Entomosporium maculatum* Lév. f. *maculate* Kleb. отмечается на *Pyrus* и *Cydonia*, а *Mespilus* поражает только специализированный на ней вид *E. (Diplocarpon) mespili* Sacc. Гриб *Ascochyta piricola* Sacc. паразитирует только на листьях груши и яблони, у мушмулы поражение вызывает близкий вид *A. mespili* West., на айве патогены данного рода не зарегистрированы.

Анализ видового состава возбудителей микозов представителей подсемейства Maloideae указывает на наличие у *M. germanica* наибольшего количества узкоспециализированных патогенов (рис. 1), относящихся к группе факультативных паразитов и сапротрофов. По нашим наблюдениям более устойчивыми к комплексу грибных заболеваний являются *Cydonia* и *M. germanica*. При этом, степень поражения зависит от видовой принадлежности и условий произрастания растений.

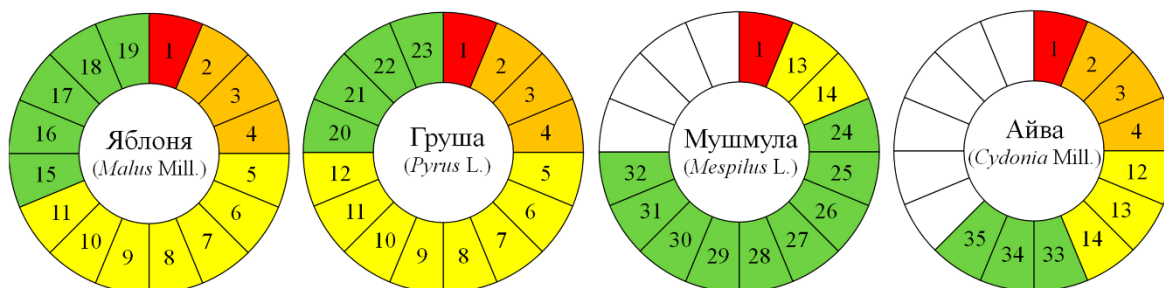


Рис. 1. Поражаемость некоторых представителей Maloideae (Rosaceae) микозами

■ возбудитель, поражающий всех представителей: 1 – *Monilia fructigena* Pers. ■ возбудители, поражающие трех исследуемых представителей: 2 – *Colletotrichum fructigenum* (Berk.) Vassil. (= *Gloeosporium fructigenum* Berk), сумчатая стадия – *Glomerella cingulata* (Ston.) Sp. et Schr.; 3 – *Botrytis cinerea* Pers.; 4 – *Sphaeropsis malorum* Peck. ■ возбудители поражающие двух представителей: 5 – *Ascochyta piricola* Sacc.; 6 – *Monilia laxa* Her. = *M. cinerea* Bonord; 7 – *Leptothyrium pomi* Sacc.; 8 – *Podosphaera leucotricha* Salm.; 9 – *Alternaria tenuis* Nees.; 10 – *Cladosporium herbarum* Link.; 11 – *Phyllosticta pirina* Sacc.; 12 – *Entomosporium maculatum* Lév. f. *maculate* Kleb. сумчатая стадия *Fabraea maculata* (Lév.) Atk.; 13 – *Podosphaera oxycanthae* DB; 14 – *Gymnosporangium confusum* Plowr. ■ высокоспециализированные возбудители, поражающие только одного из представителей: 15 – *Fusicladium dendriticum* (Wallr.) Fuck. сумчатая стадия *Venturia inaequalis* (Cooke) Wint.; 16 – *Hendersonia mali* Trum.; 17 – *Gymnosporangium juniperinum* (L.) Mart. = *G. tremelloides* Hartig.; 18 – *Phyllosticta briardi* Sacc.; 19 – *Phyllosticta mali* Pr. et Del.; 20 – *Fusicladium pirinum* Fuck., сумчатая стадия *Venturia pirina* Aderh.; 21 – *Hendersonia piricola* Sacc.; 22 – *Gymnosporangium sabiniae* (Dicks) Wint.; 23 – *Septoria piricola* Desm.; 24 – *Ascochyta mespili* West.; 25 – *Monilia necans* Ferr.; 26 – *Asteroma mespili* Rob. et Desm.; 27 – *Monilia foliicola* Woronich.; 28 – *Hendersonia mespili* West.; 29 – *Monilia linhartiana* Sacc.; 30 – *Septoria mespili* Sacc.; 31 – *Entomosporium mespili* Sacc.; 32 – *Phyllosticta mespili* Sacc.; 33 – *Cylindrosporium cydoniae* (Mont.) Schoschiaschwili (= *Gloeosporium cydoniae* Mont.); 34 – *Monilia cydoniae* Schell.; 35 – *Phyllosticta cydoniae* (Desm.) Sacc.

Особенности строения покровных тканей, прежде всего эпидермы имеют важное значение на первых этапах патологического процесса. Общими для всех представителей Maloideae является гипостоматность и формирование кутикулярной складчатости на поверхности листьев, а также одно- и многоклеточных трихом, или волосков (рис. 2 a–f). При этом абаксиальная (рис. 2 b–f) и адаксиальная (рис. 2 a) поверхности эпидермы листовой пластинки имеют различный характер формирования микрорельефа. В отличие от адаксиальной поверхности сильно поражающейся *Podosphaera* sp., *Gymnosporangium* sp., которые легко проникают через покровные ткани, для абаксиальной стороны листьев некоторых представителей (*Cydonia*, *Mespilus* и в меньшей степени у *Malus*) характерны мощные складки в области устьиц, представленные перистоматическими кольцами, опоясывающими замыкающие клетки, а также многочисленные радиально расходящиеся во всех направлениях микротяжи, обычно простирающиеся поверх границ собственно эпидермальных клеток (рис. 2 b–e). Большая высота кутикулярных складок изменяет характер смачиваемости поверхности листьев (Страсбургер, 2007), при этом водяные капли вследствие высокого поверхностного натяжения касаются только верхних кромок кутикулярных гребней и поэтому легко скатываются с эпидермы. Аналогичным образом, вероятно происходит сдувание воздушными потоками или смывание дождем спор (конидий) фитопатогенных

грибов, имеющих округлую форму, из-за чего они не могут прочно удержаться на складках кутикулы, прежде чем начнется процесс прорастания ростка гифы. Возможно, характер поверхности листьев *Cydonia* и, в несколько меньшей степени *Mespilus* способствуют повышенной устойчивости к грибным патогенам на этапе адсорбции к поверхности поражаемого органа, препятствуя дальнейшему проникновению.

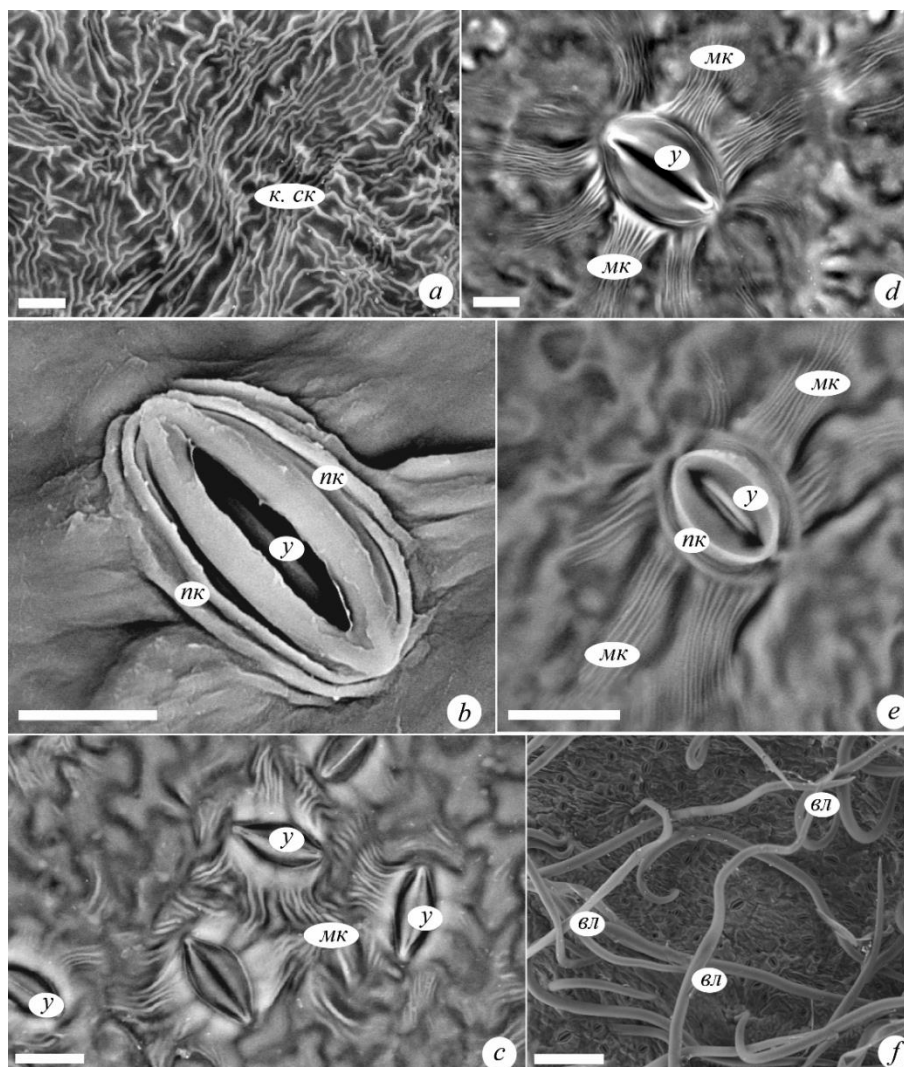


Рис. 2. Фрагменты адаксиальной (а) и абаксиальной (b – f) поверхности листьев Maloideae

СЭМ-микрографии: а – *Cydonia oblonga*, кутикулярная складчатость эпидермы; б – *Cydonia oblonga*, устьице с перистоматическими кольцами; с – *Pyrus*, устьица с радиальными кутикулярными микротяжами; d, f – *Malus*, устьица с радиальными кутикулярными микротяжами и многочисленные волоски, соответственно; e – *Mespilus germanica* устьица с перистоматическими кольцами и радиальными кутикулярными микротяжами. Обозначения: вл – волоски, к. ск – кутикулярная складчатость, мк – микротяжи, пак – перистоматические кольца, у – устьице. Масштабная линейка: а, b, d – 10 мкм; с, e – 20 мкм; f – 100 мкм.

Наряду с этими особенностями, поверхность эпидермы околоплодника *Malus* и *Pyrus* покрыты сплошным слоем кутикулы толщиной $13,7 \pm 2,7$ и $11,5 \pm 1,6$ мкм, соответственно. У *Cydonia* толщина кутикулярного покрова на 80 % больше ($22,6 \pm 4,0$ мкм), чем у этих растений. По литературным данным плоды *M. germanica*, уже с ранних этапов формирования не имеют восковых отложений на поверхности (Miller, 1984). В отличие от других изученных видов, у

них также отсутствует кутикулярный покров, что отмечено нами при исследовании поверхности зрелых плодов *M. germanica* в СЭМ.

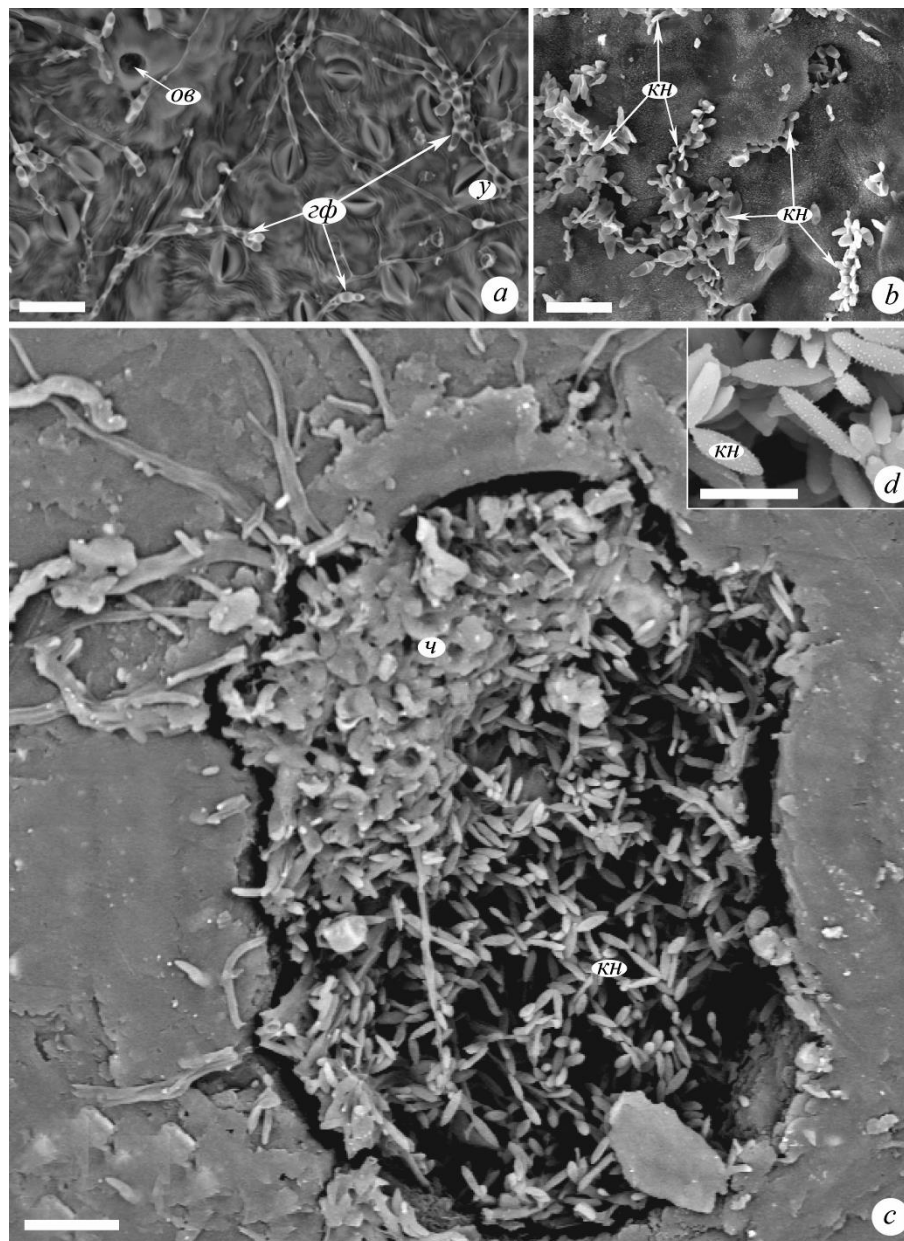


Рис. 3. Фрагменты абаксиальной поверхности листа (а) и плодов (b – d) Maloideae СЭМ-микрографии: а – *Malus*, многочисленные гифы гриба на поверхности и их скопление в области устьиц и оснований волосков; b – *Malus*, микротрещины с конидиями в кутикуле плода; c, d – *Pyrus*, многочисленные конидии в чечевичках и увеличенный фрагмент конидий, соответственно. Обозначения: гф – гифы, кн – конидии, ов – основание волоска, у – устьице, ч – чечевичка. Масштабная линейка: а, b, c – 20 мкм; d – 10 мкм.

Структурным отличием плода *Mespilus* является сваливающаяся эпидермальная ткань с многочисленными волосками, которая вероятно, способствуют удалению спор возбудителей заболеваний с поверхности. Кроме того, плотно расположенные ниже толстостенные пробковые клетки с суберинизированными стенками ограничивают проникновение патогена во внутренние ткани околоплодника. По нашему мнению, этими особенностями строения

поверхностных тканей и обусловлена такая высокая устойчивость плодов *M. germanica* к поражению различными фитопатогенными грибами.

СЭМ-скрининг поверхности листьев и плодов представителей Maloideae показал, что устьица, чечевички, а также основания опавших трихом являются основными и наиболее доступными путями для инвазии патогенных грибов во внутренние ткани (рис. 3 а, с, d).

Картины участков поверхности с чечевичками заполненными многочисленными конидиями различных грибов обнаружены у плодов *Pyrus*. Кроме того, на поверхности плодов *Malus* в кутикуле были отмечены микротрещины с выходящими из них многочисленными конидиями грибов – возбудителей парши (рис. 3 b)

Гифы и конидии патогенного гриба (предположительно рода *Fusicladium*) были обнаружены также методом конфокальной микроскопии в устьичной щели и полости чечевичек (рис. 4). При этом, гифальные клеточные стенки обладали интенсивной автофлуоресценцией в синей части спектра, благодаря этому четко выделялись среди клеток выполняющей ткани чечевичек, а конидии в щели между замыкающими клетками устьица.

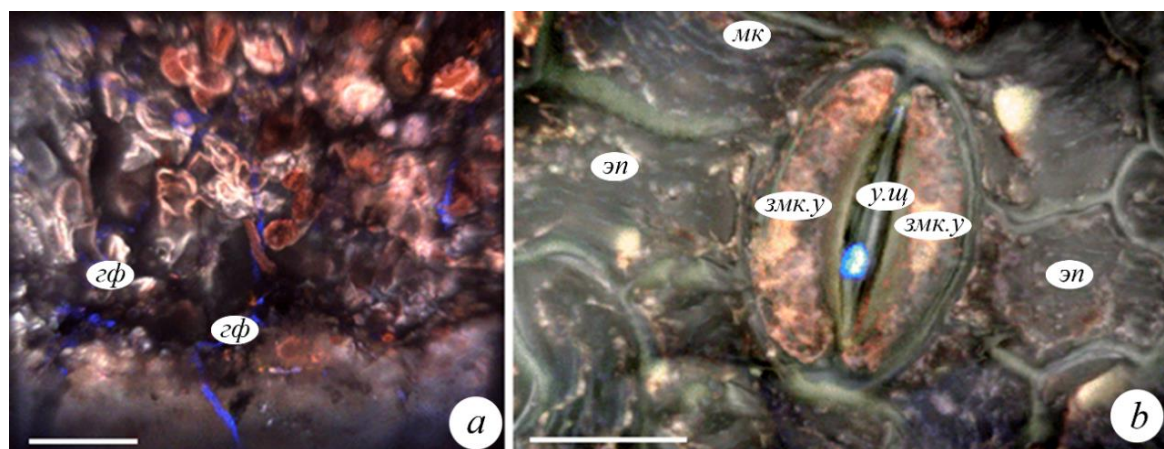


Рис. 4. Фрагменты поверхности плода *Mallus* в конфокальном микроскопе
а – полость чечевички с гифами мицелия; б – устьице с микротряжами и конидией в устьичной щели. Обозначения: гф – гифы гриба, зmk. у – замыкающие клетки устьица, мк – микротряжи, у. щ – устьичная щель, эп – эпидерма. Масштабная линейка – 100 мкм.

Наряду с отмеченными структурными особенностями у представителей Maloideae в большом количестве представлены флавоноиды и флавоноидные гликозиды кверцетина и антоцианов, а также полифенольные соединения – катехин и эпикатехин (Камелин, 2006; Растительные ресурсы России, 2009). Фенольные соединения, обладающие антиоксидантной активностью, присутствуют в тканях растений в качестве предшественников лигнина и других сложных флавоноидов (полифенолов), выполняющих различные функции. Фенолы являются стрессовыми метаболитами, синтез которых резко возрастает при поранении или заражении патогенами (Запрометов, 1993; Шкаликов, 2005; Упадышев, 2008). Эти соединения в подавляющем большинстве обладают фунгитоксичностью, многие флавоноиды даже при минимальном влиянии на рост фитопатогенных микромицетов, способны ингибировать выработку некоторыми грибами, например, видами аспергиллов *Aspergillus flavus* и *A. parasiticus*, микотоксинов, опасных для здоровья человека и животных (De Luca et al., 1995; Gonzalez, 2001; Джавахия, 2016).

Конденсированные полифенолы хорошо выявляются при окрашивании бихроматом калия (рис. 5) и ДМАСА (рис. 6). При наличии в клетках флобафенов – продуктов окисления

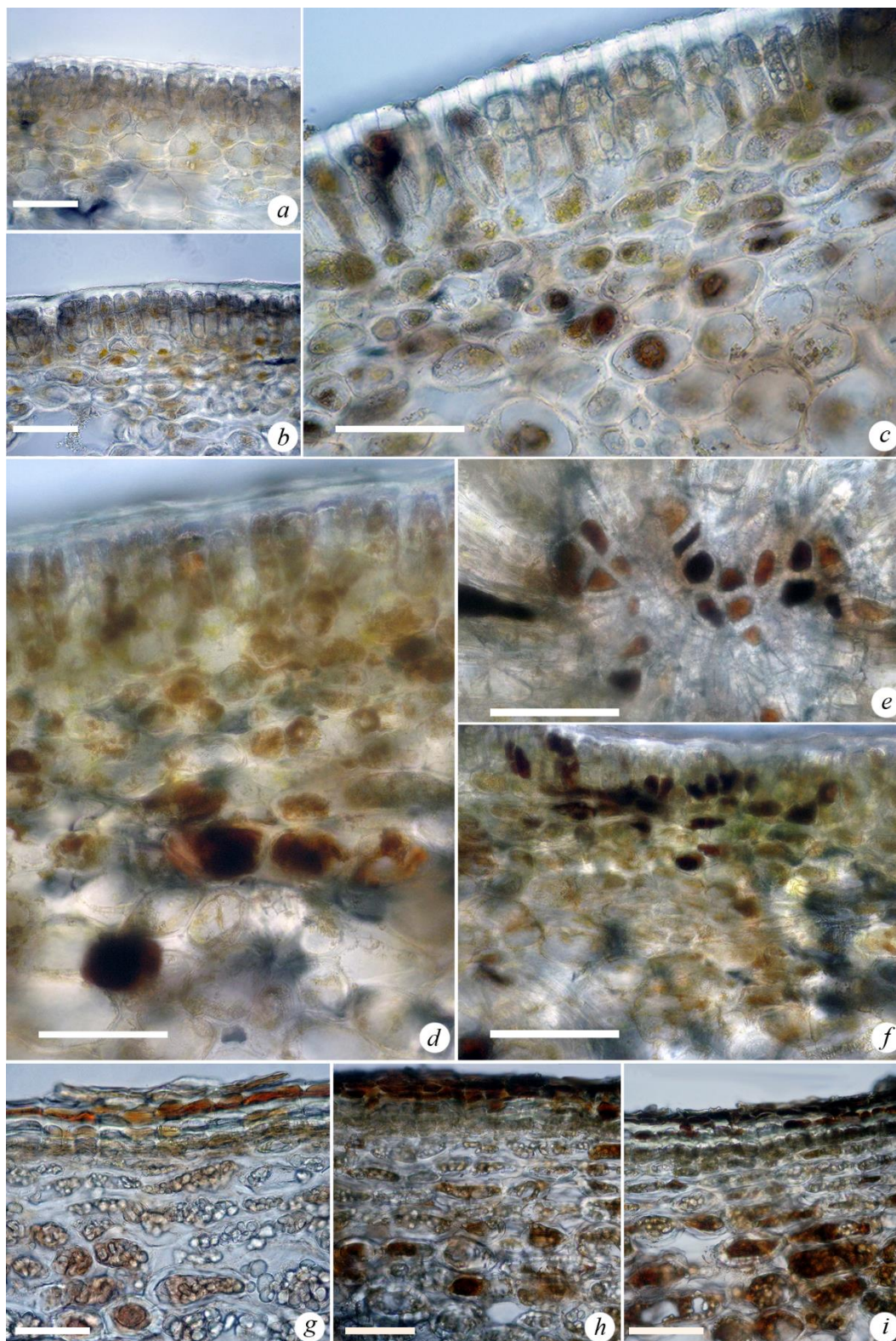


Рис. 5. Полифенолы в клетках околоплодника *Cydonia oblonga* (a – f) и *Mespilus germanica* (g – i)

Неокрашенные срезы с высоты 300 (a, g) и 700 м (b). Окрашенные $K_2Cr_2O_7$ срезы с высот 300 (c, d, h) и 700 м (e, f, i). Масштабная линейка: a – d, g – i – 50 мкм; e, f – 80 мкм.

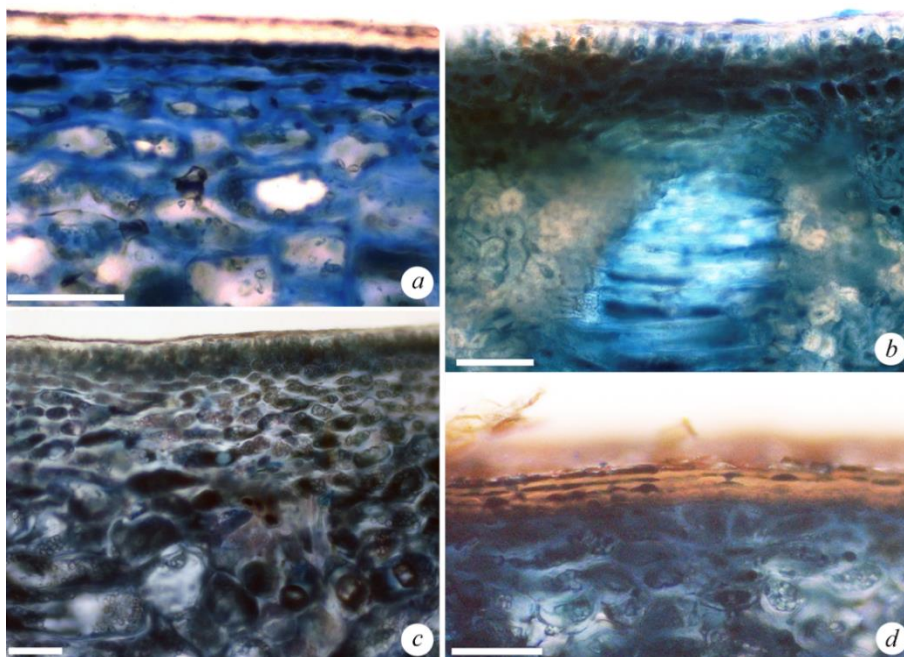


Рис. 6. Полифенолы в околоплодниках Maloideae (700 м),
визуализированные DMACA

a – Malus, b – Pyrus, c – Cydonia oblonga, d – Mespilus germanica. Масштабная линейка – 100 мкм.

дубильных веществ, относящихся к полифенолам, они становятся насыщенно темно-коричневато-буроватого цвета (Marin et al., 2016). Клетки, не содержащие конденсированных полифенолов, после окрашивания имели бледно-коричневый оттенок (рис. 5 *a, b, d*). При этом прослеживается тенденция, что с увеличением высоты произрастания над уровнем моря количество клеток с полифенолами и количество полифенолов в них возрастает (рис. 5). В гиподерме плодов с высоты 700 м количество клеток с конденсированными полифенолами значительно меньше, чем в эпидерме (рис. 7).

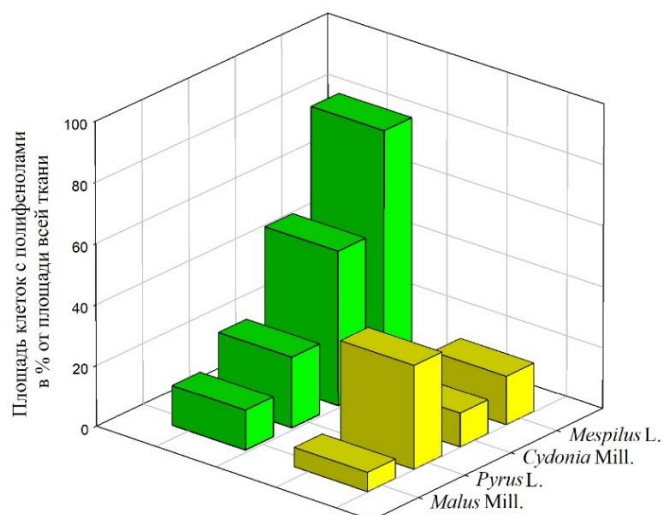


Рис. 7. Процент площади клеток с полифенолами в покровных тканях околоплодников
Maloideae

Для *Malus*, *Pyrus*, *Cydonia oblonga*: ■ – эпидерма, ■ – гиподерма; для *Mespilus germanica*: ■ – пробковые клетки, ■ – паренхимные клетки (по результатам морфометрического подсчета исследования околоплодников в опытах с $K_2Cr_2O_7$).

Наличие конденсированных полифенолов в наружных тканях плодов *Maloideae* также было выявлено при исследовании образцов с помощью ТЭМ, поскольку в данном методе фиксация материала оксидом осмия (OsO_4) позволяет визуализировать комплексы белков с полифенолами в виде черного электронно-плотного материала (ЭПМ), основными местами локализации которых являются вакуоли (рис. 8).

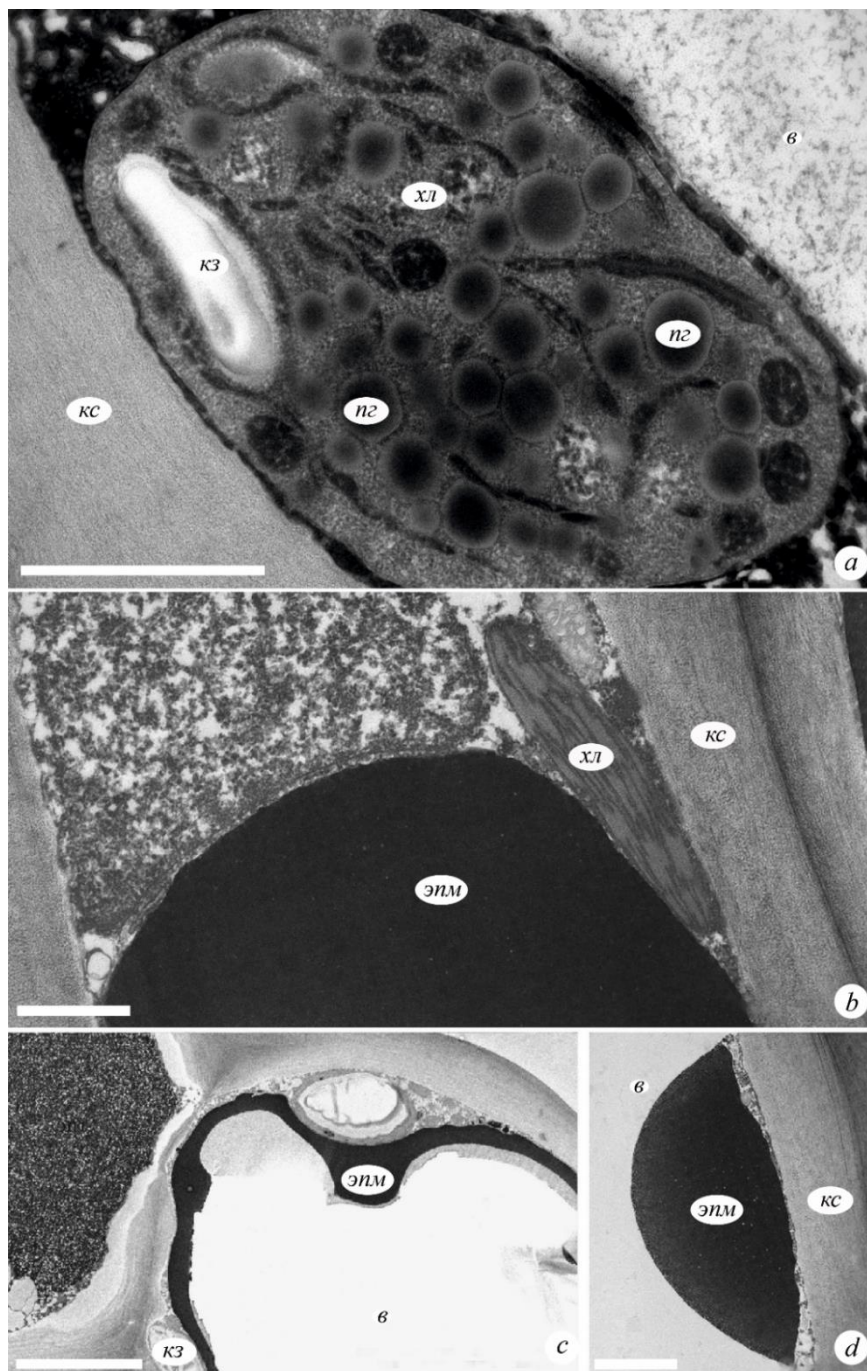


Рис. 8. Фрагменты клеток поверхностных тканей околоплодника *Maloideae* в ТЭМ
a – *Mallus*, хлоропласт клетки гиподермы на стадии синтеза полифенолов; *b*, *c* – *M germanica*, клетки наружного слоя, заполненные ЭПМ (полифенолами); *d* – *Mallus*, клетки эпидермы с полифенолами в виде ЭПМ – танноглобул. Обозначения: *в* – вакуоль, *кз* – крахмальное зерно, *кс* – клеточная стенка, *пг* – пластоглобула, *хл* – хлоропласт, *эпм* – электронно-плотный материал. Масштабная линейка – 1 мкм.

Как видно на микрографиях ТЭМ большинство клеток наружного слоя околоплодника *M. germanica* полностью заполнены полифенолами, в отличие от *Malus*, *Pyrus*, и *C. oblonga*, у которых ЭПМ откладываются в виде отдельных округлой формы образований (рис. 8 *b–d*). По нашим данным синтез танинов (полифенолов) происходят главным образом в хлоропластах (рис. 8 *a*). Механизм их образования и транспорта в места локализации нами описаны ранее (Kumachova et al., 2018).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Как показали проведенные исследования, вегетативные (листья) и репродуктивные органы (плоды) Maloideae обладают не только структурным и химическим разнообразием защитных соединений, но и разнообразными стратегиями их применения, то есть имеют глубоко эшелонированную оборону с гибким управлением, способным создавать в нужном месте и в нужное время разнообразные защитные барьеры на пути продвижения патогена.

Можно предположить, что в формировании структурного и функционального иммунитета Maloideae основная роль принадлежит поверхностному слою клеток – эпидерме (*Malus*, *Pyrus*, и *Cydonia oblonga*) и клеткам пробки (*Mespilus germanica*), которые служат барьером при проникновении патогенов в ткани околоплодника. При этом, эпидерма содержит большую часть конденсированных полифенолов, являющихся одним из химических факторов устойчивости к фитопатогенным грибам. Но, кроме фитопротекторной роли, фенольным соединениям (ФеС) может быть так же присуща защитная роль от абиотических факторов среды. С повышением высоты произрастания наблюдается увеличение в наружном слое околоплодника Maloideae количества клеток, содержащих ФеС в вакуолях. Как нам представляется, эта особенность связана с приспособлением растительного организма к увеличению УФ облучения с изменением высоты произрастания плодовых деревьев над уровнем моря (Berli et al., 2008). Известно, что ФеС обладают выраженными антиоксидантными свойствами, а высокие дозы УФ в горах вызывают окислительный стресс в растительной клетке. Следовательно, увеличение ФеС является защитным механизмом, позволяющим Maloideae (Rosaceae) произрастать на разных высотах с контрастными почвенно-климатическими условиями, сохраняя при этом генетический материал семян от вредного воздействия высоких доз УФ.

По нашему мнению, важную роль при воздействии сублимитированных стрессоров как абиотической, так и биотической этиологии принадлежат адаптивным структурам эпидермы листьев, в частности кутикулярной складчатости разной морфологии, а также мощным восковому и кутикулярному покровам плодов у *Malus*, *Pyrus*, и *C. oblonga*, и сдвинутой эпидерме, как первичная покровная ткань при ее смене на вторичную – пробковые клетки с сильно суберинизированными стенками у *M. germanica*. При этом, анатомо-морфологические изменения сопровождаются физиолого-биохимическими и цитологическими, в частности синтезом протекторных веществ фенольной природы (полифенолы) некоторыми органеллами (ЭР и хлоропластами) в клетках наружного слоя околоплодника.

Список литературы

- Багирова С. Ф., Джавахия В. Г., Дьяков Ю. Т. и др. Фундаментальная фитопатология / [Под ред. О. Л. Дьякова]. – М.: Краснодар., 2012. – 512 с.
- Баскакова В. Л. Создание сортов айвы для промышленного садоводства // Сборник научных трудов ГРБС, Ялта. – 2017. – Т. 144. ч. 1. – С. 98–102.
- Библь Р. Цитологические основы экологии растений. – М.: Мир, 1965. – 465 с.
- Ванина Л. С., Вартапетян В. В. Дикорастущие яблони (Коллекция ботанического сада биологического факультета МГУ имени К.А. Ломоносова). – М.: КМК, 2010. – 84 с.
- Веселова Т. В., Веселовский В. А., Чернявский Д. С. Стресс у растений: Биофизический подход. – М.: МГУ, 1993. – 144 с.
- Виноградов Б. В. Растительные индикаторы и их использование при изучении природных ресурсов. – М.: Высшая школа, 1964. – 324 с.

- Гиляров А. М. Становление эволюционного подхода как объяснительного начала в экологии // Журнал общей биологии. – 2003. – Т. 64, № 1. – С. 3–22.
- Джавахия В. Г., Воинова Т. М., Поплетаяева С. Б. и др. Некоторые природные и синтетические соединения, блокирующие биосинтез афлатоксина В1 и меланина у *Aspergillus flavus* // Сельскохозяйственная биология. – 2016. – № 51. – С. 533–542.
- Запрометов М. Н. Фенольные соединения: Распространение, метаболизм и функции в растениях. – М.: Наука, 1993. – 272 с.
- Камелин Р. В. Розоцветные (Rosaceae). – Барнаул: ООО Алтайские страницы, 2006. – 100 с.
- Кумахова Т. Х., Меликян А. П. Ультраструктура кутикулы плодов разных сортов яблони *Malus domestica* (Rosaceae) // Бот. журнал. – 1989. – Т. 74, № 3. – С. 328–332.
- Кумахова Т. Х. Некоторые особенности анатомии плодов *Malus domestica* (Rosaceae) в зависимости от высоты культивирования в горах // Бот. журнал. – 2003. – Т. 88, № 6. – С. 75–84.
- Метлицкий Л. В., Метлицкий Л. В., Озерецковская О. Л. Как растения защищаются от болезней. – М.: Наука, 1985. – 189 с.
- Орлов С. Н., Котелевцев С. В., Новиков К. Н. и др. Химико-биотические взаимодействия при изучении различных уровней живых систем, в том числе взаимодействия с участием мембранотропных веществ и биомембран // Ecological Studies, Hazards, Solutions. – 2017. – Vol. 24. – P. 103–106.
- Понамаренко В. В. Видовой состав дикорастущих яблонь СССР и центры их генетического разнообразия // Бот. журн. – 1977. – Т. 66. – Вып. 6. – С. 820–831.
- Растительные ресурсы России: Дикорастущие цветковые растения, их компонентный состав и биологическая активность. Т. 2. Семейства Actinidiaceae – Malvaceae, Euphorbiaceae – Haloragaceae / [Отв. ред. А. Л. Буданцев]. – Санкт-Петербург: КМК, 2009. – 513 с.
- Скоропудов В. Н., Куклина А. Г., Федулова Ю. А. Болезни редких садовых культур в Европейской части России // Материалы Международной конференции «Эпидемии болезней растений: мониторинг, прогноз, контроль». – 2017. – Вып. 8. – С. 152–158.
- Страсбургер Э. Ботаника. – М.: Изд. «Академия», 2007. – 362 с.
- Третьяков Н. Н., Кошкин Е. И., Макрушин Н. М. и др. Физиология и биохимия сельскохозяйственных растений. – М.: Колос, 2000. – 640 с.
- Упадышев М. Т. Роль фенольных соединений в процессах жизнедеятельности садовых растений. – М.: Изд. дом МСП, 2008. – 318 с.
- Усманов И. Ю., Рахманкулова З. Ф., Кулагин А. Ю. Экологическая физиология растений. – М.: Логос, 2001. – 222 с.
- Хохряков М. К., Дорозракова Т. Л., Степанов К. М., Летова М. Ф. Определитель болезней растений. – СПб.: Лань, 2003. – 592 с.
- Чиркова Т. В. Физиологические основы устойчивости растений. – СПб.: Изд-во СПбГУ, 2002. – 238 с.
- Шкаликов В. А., Дьяков Ю. Т., Смирнов А. Н. и др. Иммуитет растений. – М.: Колос, 2005. – 190 с.
- Beloshapkina O. O., Kumachova T. Kh., Vakhshekh I. N. Immunological assessment to apple varieties in terms of their scab resistance and its correlation with leaf and fruit microstructure // Izvestia of Timiryazev Agricultural Academy. – 2014. – N 4. – С. 52–62.
- Berli F., D'Angelo J., Cavagnaro B. et al. Phenolic Composition in Grape (*Vitis vinifera* L. cv. Malbec) Ripened with Different Solar UV-B Radiation Levels by Capillary Zone Electrophoresis // Journal of Agricultural and Food Chemistry – 2008. – Vol. 56. – P. 2892–2898.
- Biochemistry and Molecular Biology of Plants. / [Eds. B. B. Buchanan, W. Gruissem and R. L. Jones]. – American Society of Plant Physiologists, 2000. – 1408 p.
- Brillouet J-M., Romieu C., Schoefs B. et al. The tannosome is an organelle forming condensed tannins in the chlorophyllous organs of Tracheophyta // Annals of Botany. – 2013. – Vol. 112, N 6. – P. 1003–1014.
- De Luca C., Passi S., Fabbri A. A., Fanelli C. Ergosterol oxidation may be considered a signal for fungal growth and aflatoxin production in *Aspergillus parasiticus* // Food Add. Contam. – 1995. – Vol. 12. – P. 445–50.
- Gonzalez E., Felicio J. D., Pinto M. M. Biflavonoids inhibit the production of aflatoxin by *Aspergillus flavus* // Brazil. J. Med. Biol. Res. – 2001. – Vol. 34. – P. 1453–1456.
- Kumachova T. Kh., Voronkov A.S., Orlova Yu.V. et al. Tannosomes in the pericarp cells of *Maloideae* (Rosaceae) // Doklady Biological Sciences. – 2018. – Vol. 482, N 6. – P. 214–218.
- Larcher W. Physiological plant ecology. – N. Y.: Springer, 1995. – 506 p.
- Marin M., Jasnić N., Lakušić D. et al. The micromorphological, histochemical and confocal analysis of *Subspicata* Bartl. Ex Vis. Glandular trichomes // Archives of Biological Sciences. – 2010. – Vol. 62, № 4. – P. 1143–1149.
- Miller R. H. The Multiple Epidermis-Cuticle Complex of Medlar Fruit *Mespilus germanica* L. (Rosaceae) // Annals of Botany. – 1984. – Vol. 53. – P. 779–792.

Kumachova T. Kh., Beloshapkina O. O., Voronkov A. S., Ryabchenko A. S., Ivanova T. V., Dakieva M. K.
Adaptive structures of the Maloideae (Rosaceae) determined with sublimitating stress factors // Ekosistemy. 2019.
Iss. 18. P. 35–47.

Currently, the issue of providing the population with high-quality environmentally friendly food is becoming increasingly important. In this regard, the production of agricultural plants in conditions of low anthropogenic load in mountains is noteworthy. However, the conditions of growth in mountain are quite severe for cultural forms due to great diurnal temperature variation, uneven moisture distribution during the growing season, higher doses of ultraviolet radiation compared with lowlands and high pathogenic load. Therefore, the study of the factors contributing to the resistance of plant organisms to this complex of adverse limiting conditions is an urgent task and is of both theoretical and practical interest. In this regard, the research studies the specific features of organization of cover tissues contacting directly external environment of representatives of 4 genera (apple – *Malus* Mill., pear – *Pyrus* L., quince – *Cydonia* Mill. and medlar – *Mespilus* L.) of the subfamily Maloideae (Rosaceae), grown in the conditions of high altitudinal zonality in the mountains of the North Caucasus. The paper discusses the peculiarities of formation of vegetative and reproductive organs adaptive structures at different levels of organization (subcellular, cellular, tissue, organ and organism) caused by sublimitating stress factors of various etiology. It is assumed that the increased resistance of some representatives (quince and medlar) to unfavorable factors results from the formation of powerful folded microstructure of cuticular nature on the leaf surface, strong cutinization and suberinization of the cell walls of the outer tissues of fruit, as well as a high content of phenolic substances in them.

Key words: stress, *Malus*, *Pyrus*, *Cydonia*, *Mespilus*, adaptive structures, polyphenols.

Поступила в редакцию 17.01.19